



VARIAÇÃO ONTOGENÉTICA E SEXUAL EM CARACTERES CRANIANOS DE *KERODON RUPESTRIS* WIED, 1820 (RODENTIA: CAVIIDAE) ¹

(Com 8 figuras)

GISELE LESSA ²
LEILA MARIA PESSÔA ³

RESUMO: *Kerodon rupestris* tem sido considerada uma espécie monotípica incluída na família Caviidae com a característica exclusiva do pronunciado alongamento rostral. A espécie tem sido encontrada desde o Pleistoceno ocorrendo em ambientes exclusivamente rochosos da região semi-árida brasileira. Caracteres cranianos qualitativos e quantitativos foram investigados ao longo da ontogenia em uma amostra de 188 indivíduos de *Kerodon rupestris* provenientes de Campos Sales (CE), e em 16 espécimes coletados em grutas calcárias do noroeste do Estado da Bahia, encontrados associados a mastofauna pleistocênica. O padrão de fusão das suturas, o desenvolvimento de processos paraoccipitais e o estado dos forâmens foram úteis na definição de cinco classes etárias. Este critério de idade desenvolvido para as espécies recentes foi aplicado com sucesso para estimar as idades relativas dos 16 indivíduos provenientes das grutas da Bahia. Duas classes de idades adultas foram identificadas na amostra das grutas, independente das diferenças de origens geográficas e estratigráficas. Vinte e duas distâncias entre marcamos anatômicos cranianos homólogos foram analisadas usando métodos estatísticos descritivo e de variância (ANOVA), além do componente principal, que indicaram separação significativa entre as diferentes classes de idade e, como esperado, um crescente aumento de tamanho entre as classes de um a cinco. Os espécimens das grutas, se relacionados com as classes de recentes equivalentes, foram maiores em média em 21 dos 22 caracteres medidos. A análise canônica discriminante independente do tamanho para a variação sexual dentro da população revelou que os indivíduos machos são em média maiores do que as fêmeas, ocorrendo grande área de sobreposição entre os sexos no espaço multivariado de caracteres.

Palavras-chave: *Kerodon rupestris*. Variação Intrapopulacional. Ontogenia. Caracteres Cranianos. Variação Sexual.

ABSTRACT: Ontogenetic and sexual variation in cranial characters of *Kerodon rupestris* Wied, 1820 (Rodentia, Caviidae).

Kerodon rupestris has been considered as a monospecific species within Caviidae, which can be easily diagnosed by the outstanding, forward projected orofacial region of the skull. This species has been found since Pleistocene until the Recent inhabiting exposed granitic islands in the semi-arid region of northeastern Brazil. Qualitative and quantitative cranial characters were investigated along ontogeny of 188 individuals from Campos Sales, in Ceará State, and on 16 specimens found in association to Pleistocene fauna in limestone caves in Bahia State. Patterns of suture fusion, development of cranial processes, and foramina condition allow the determination of five age classes. The age criterion, developed for recent specimens, was applied to estimate relative ages of 16 individuals collected in the caves. Despite differences in geographic and stratigraphic origins, two ages classes of cave's adults were revealed. Twenty-two distances between cranial anatomical landmarks analyzed using descriptive statistics, analysis of variance (ANOVA), and principal component showed significant discrimination among age classes. As expected, a crescent grown between classes was detected. When compared with the same age classes of recent specimens,

¹ Submetido em 16 de abril de 2004. Aceito em 24 de agosto de 2005.

² Museu de Zoologia João Moojen de Oliveira/DBA - Universidade Federal de Viçosa, Departamento de Biologia Animal. Campus Universitário, s/n°, Centro, 36570-000, Viçosa, MG, Brasil. E-mail: gislessa@yahoo.com.br.

Museu Nacional/UFRJ, Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas/Zoologia. Quinta da Boa Vista, São Cristóvão, 20940-040, Rio de Janeiro, RJ, Brasil.

³ Universidade Federal do Rio de Janeiro/IB, Departamento de Zoologia. Ilha do Fundão, 21941-590, Rio de Janeiro, RJ, Brasil. E-mail: pessoa@acd.ufrj.br. Bolsista do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq).

the cave's individuals were largest in 21 of 22 characters measured. Sexual variation was investigated by size free discriminant analyses and the results show that males are larger than females. Sexes have a great common area in the morphological space.

Key words: *Kerodon rupestris*. Intrapopulational Variation. Ontogeny. Cranial characters. Sexual variation.

INTRODUÇÃO

A família Caviidae Gray, 1821 é constituída de cinco gêneros e 17 espécies recentes, distribuídas na América do Sul desde a Venezuela até a Argentina (MOOJEN, 1952; WOODS, 1993; CHEREM *et al.*, 1999). CABRERA (1961) reconheceu duas subfamílias: Caviinae Gray, 1821 que inclui *Galea* Meyen, 1831, *Cavia* Pallas, 1766, *Kerodon* Cuvier, 1825, e *Microcavia* Gervais & Ameghino, 1880; e Dolichotinae Pocock, 1922 que inclui *Dolichotis* Desmarest, 1820. Os caviídeos são um dos grupos mais amplamente distribuídos dentro da subordem Hystriocognathi, embora a sua ocupação na parte central da América do Sul não seja bem conhecida (MARES & OJEDA, 1982). Três gêneros de caviídeos ocorrem no Brasil: *Cavia*, *Galea* e *Kerodon*, totalizando oito espécies conhecidas até o momento (MOOJEN, 1952; WOODS, 1993; CHEREM *et al.*, 1999).

No gênero *Kerodon*, duas espécies são atualmente reconhecidas: *K. rupestris* (Wied, 1820) que ocorre desde o Pleistoceno (ROBERTS *et al.*, 1984; GUIDON *et al.*, 1993; LESSA *et al.*, 1998) até o Recente, habitando afloramentos rochosos da região semi-árida brasileira (LACHER, 1979; 1981; MARES & OJEDA, 1982; ALHO, 1982; ROBERTS *et al.*, 1984), ocorrendo do Piauí até o norte de Minas Gerais (CABRERA, 1961; NOVAK, 1991) (Fig.1), e *K. acrobata* Moojen, Locks & Langguth, 1997 conhecido somente em sua localidade-tipo no rio São Mateus, Goiás (MOOJEN *et al.*, 1997).

Um passo importante para o reconhecimento de unidades geográficas é a compreensão de níveis de variabilidade intraespecífica etária e sexual (PATTON & ROGERS, 1983). Apesar da ampla distribuição da família Caviidae, nenhum esforço tem sido feito no sentido de identificar e estudar as fontes de variação intrapopulacionais neste grupo.

A busca da definição e distinção criteriosa de padrões em uma espécie tem requerido a utilização de técnicas mais sofisticadas, principalmente direcionadas para os estudos qualitativos e quantitativos da morfologia craniana e dentária. A utilização destas técnicas têm muitas vezes corroborado estudos anteriormente realizados em

bases qualitativas e quantitativas como, por exemplo, coloração da pelagem e medidas corporais externas. Entre outros, a utilização de análises da ossificação de suturas cranianas é um dos métodos amplamente utilizado para estimar a idade em diferentes ordens de mamíferos, em especial nos carnívoros e roedores (JUNGE & HOFFMEISTER, 1980; VOSS & ANGERMAN 1997; OLIVEIRA *et al.*, 1998). O emprego desta metodologia em estudos de roedores Sigmodontinae, tem sido utilizado com sucesso às formas que apresentam molariformes de raízes abertas (OLIVEIRA, 1992; OLIVEIRA *et al.*, 1998), como também é o caso de *Kerodon rupestris*.

Desta maneira, o objetivo deste trabalho foi avaliar caracteres qualitativos e quantitativos do crânio de *K. rupestris* ao longo da ontogenia visando detectar as possíveis fontes de variação intrapopulacionais como o primeiro passo na investigação da existência de variação geográfica da espécie e aplicar esta metodologia a crânios coletados em grutas calcárias no noroeste da Bahia, encontrados em associação com a megafauna herbívora pleistocênica.

MATERIAL E MÉTODOS

Foram utilizados nesta avaliação, 188 indivíduos provenientes do Sítio Canto, Município de Campos Sales (7°40'S, 40°22'W), CE, depositados na coleção de Mastozoologia do Museu Nacional, coletados entre 1952 e 1955 pelo Serviço Nacional da Peste (S.N.P.). Este serviço promoveu a coleta e o exame em laboratório de várias espécies de roedores silvestres a fim de verificar quais funcionavam como reservatório do bacilo *Yersenia pestis* (Yersin, 1894), agente patogênico da peste bubônica (FREITAS 1956, 1988; 1998). Cada exemplar preservado (peles taxidermizadas e crânios) das séries representadas na coleção dispõe de uma ficha padronizada original que, entre outros dados, inclui informações sobre a localidade de captura (sítio), município, data da captura e morte, peso, sexo e vegetação característica na localidade de coleta. Foram também incluídos na análise dezesseis indivíduos coletados em grutas calcárias no

noroeste da Bahia, nas localidades de Campo Formoso (11°55'S, 42°01'W), Morro do Chapéu (11°33'S, 41°09'W), e Ourolândia (10°58'S, 40°45'W) (Fig. 1), e posteriormente depositados no Museu de Ciências Naturais da PUC/Minas. Este material foi encontrado no interior das citadas grutas, onde não havia vestígios da presença ou ocupação temporária de outros vertebrados com exceção dos quirópteros. Os crânios, na grande maioria

fragmentados, foram retirados do substrato com o auxílio de instrumentos para escavar. Alguns exemplares apresentavam uma capa calcária que foi removida com jatos de areia muito fina. Devido ao fato desse material ter sido encontrado em associação com a megafauna pleistocênica dentro dessas grutas, será aqui considerado como sub-fóssil, uma vez que não foi realizada até o momento uma datação absoluta desse material.

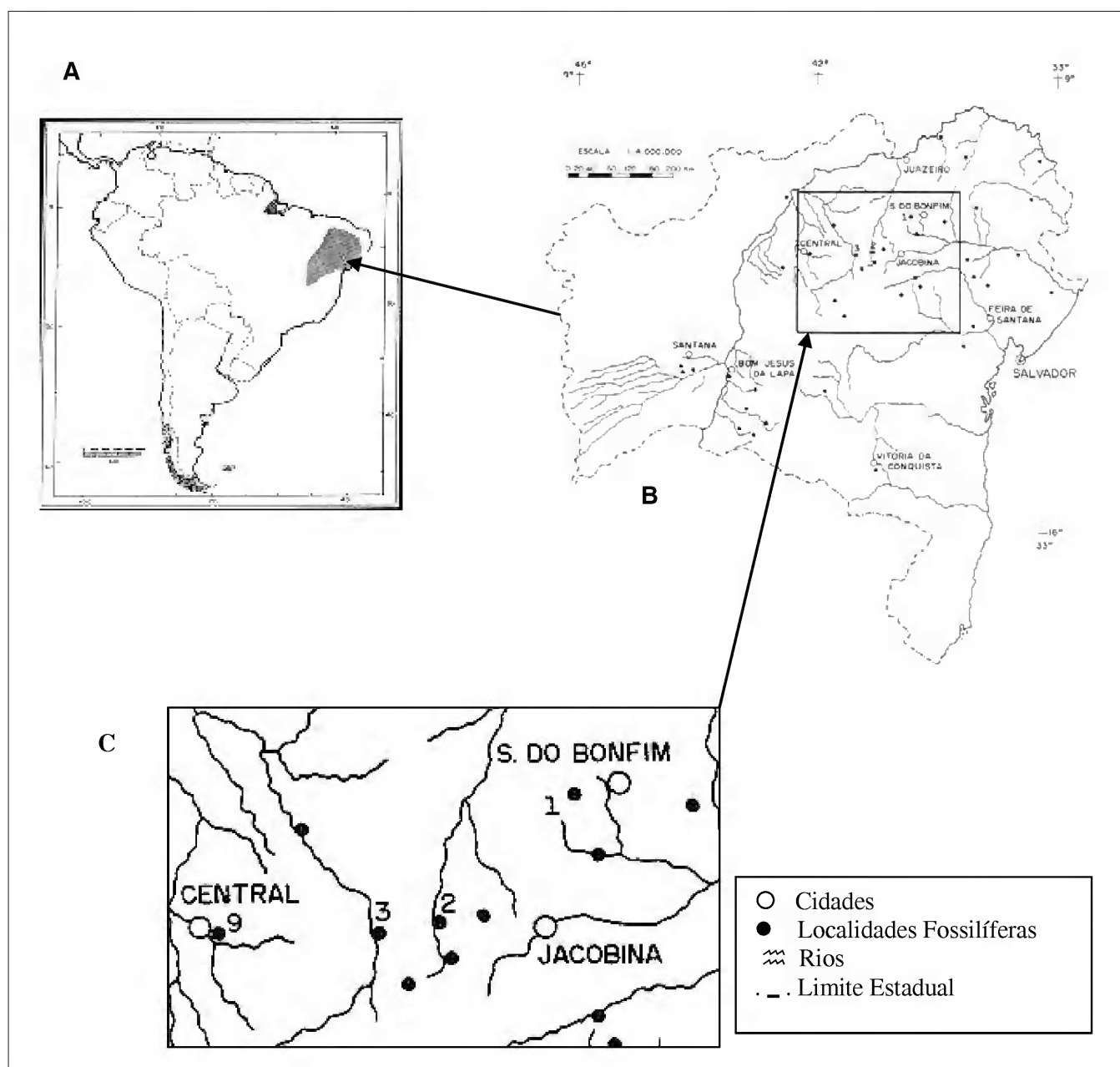


Fig. 1- (A) Mapa de distribuição de *Kerodon rupestris* com detalhe em (B) das localidades fossilíferas de mamíferos pleistocênicos do Estado da Bahia (modificado de LESSA *et al.*, 1998). Em destaque (C) as grutas calcárias onde foram coletados os espécimes de *K. rupestris* utilizados neste estudo: 1. Toca da Boa Vista (Campo Formoso); 2. Toca dos Ossos (Ourolândia); e 3. Gruta dos Brejões (Morro do Chapéu).

ANÁLISE QUALITATIVA

A descrição das modificações ontogenéticas em caracteres cranianos está fundamentada no estudo da amostra proveniente do Sítio Canto, Município de Campos Sales, no Ceará. Os espécimens foram selecionados inicialmente pelo tamanho, uma vez que o desgaste dentário não se mostrou informativo na análise etária. As classes de idade, utilizadas posteriormente nas análises quantitativas, foram estabelecidas através do grau de ossificação de suturas cranianas, da condição de desenvolvimento do osso interparietal e do processo paraoccipital e da forma e estrutura do forâmen incisivo. Devido ao crescimento dos indivíduos e suas consequências ontogenéticas, deve-se considerar que alguma superposição etária pode ocorrer nos limites de cada classe considerada, uma vez que a tentativa foi caracterizar um processo contínuo de crescimento. Na tentativa de minimizar as possíveis distorções causadas por essas diferenças entre as amostras, bem como conseguir maior precisão na estimativa etária, foi estabelecido um critério para a alocação de indivíduos a classes de idade relativas, a partir da combinação dos valores dos itens acima mencionados. As diferentes combinações desses caracteres no total dos indivíduos examinados, foram organizados por ordem crescente e então estabelecidas as cinco classes de idade relativa. Este critério foi utilizado para classificar todos os indivíduos. Todas as observações qualitativas foram efetuadas sob lupa binocular.

CARACTERES MORFOMÉTRICOS CRANIANOS

Foram medidas 22 distâncias entre marcos anatômicos (Fig.2) em cada crânio de *Kerodon rupestris* selecionadas de acordo com VAN GELDER (1968), PATTON & ROGERS (1983), REIS *et al.* (1988) e OLIVEIRA (1992), sob lupa binocular, com paquímetro eletrônico calibrado a 0,01mm: (A₁A) Comprimento occipito-nasal (dorsal: distância máxima entre a borda anterior do nasal e a borda posterior do supraoccipital); (A₁B) Comprimento nasal (dorsal: distância entre as extremidades anteriores e posteriores dos ossos nasais); (A₁C) Comprimento rostral 1 (dorso-ventral: maior distância entre a linha de sutura ventral maxila-pré-maxila e a borda

anterior do osso nasal); (SA₁) Comprimento rostral 2 (dorso-lateral: distância entre a borda anterior do nasal a linha dorsal da sutura fronto-lacrimar); (DD₁) Largura rostral (dorsal: largura do rostro sobre a linha de sutura entre o maxilar e o pré-maxilar); (EE₁) Largura da constrição interorbital (dorsal: menor largura interorbital); (BU) Comprimento do frontal (dorsal: distância entre as suturas naso-frontal e fronto-parietal); (UV) Comprimento do parietal (dorsal: distância entre as suturas fronto-parietal e parieto-occipital); (FF₁) Diastema (ventral: distância entre a borda posterior do alvéolo do incisivo à borda anterior do alvéolo do primeiro molariforme superior); (F₁G) Comprimento da série molar superior (ventral: maior distância entre a borda alveolar anterior do primeiro molar e a borda alveolar posterior do último molar); (FH) Comprimento do palato (ventral: distância entre a borda posterior do alvéolo do primeiro incisivo à chanfradura da fossa mesoptergóide = chanfradura posterior do palatino); (HQ) Comprimento pós-palatal (ventral: distância entre a chanfradura da fossa mesoptergóide e a borda anterior do forâmen magnum); (GG₁) Largura do maxilar (ventral: distância entre os bordos vestibulares dos alvéolos dos últimos molariformes superiores); (II₁) Comprimento do forâmen incisivo (ventral: distância entre as bordas anterior e posterior do forâmen incisivo); (FP) Comprimento basilar (ventral: distância entre a linha de sutura basiesfenóide-basioccipital e o plano da margem posterior do primeiro incisivo superior); (TK) Comprimento condilobasal (ventral: distância entre a borda posterior do côndilo occipital e a borda anterior da pré-maxila); (LL₁) Comprimento bular (ventral: comprimento da porção timpânica da bula auditiva); (NN₁) Largura zigomática (ventral: maior distância entre as bordas laterais dos arcos zigomáticos); (OO₁) Largura entre os processos paraoccipitais (lateral: maior distância entre as bordas laterais dos processos paraoccipitais); (PP₁) Altura craniana (lateral: entre a linha de sutura entre o basiesfenóide e o basioccipital e a superfície dorsal do parietal); (CM) Altura rostral (lateral: distância perpendicular ao longo do eixo do crânio entre a borda posterior do forâmen incisivo e a superfície dorsal dos nasais); (RR₁) Comprimento mandibular (lateral: distância diagonal entre o côndilo mandibular e a borda posterior do alvéolo do primeiro incisivo).

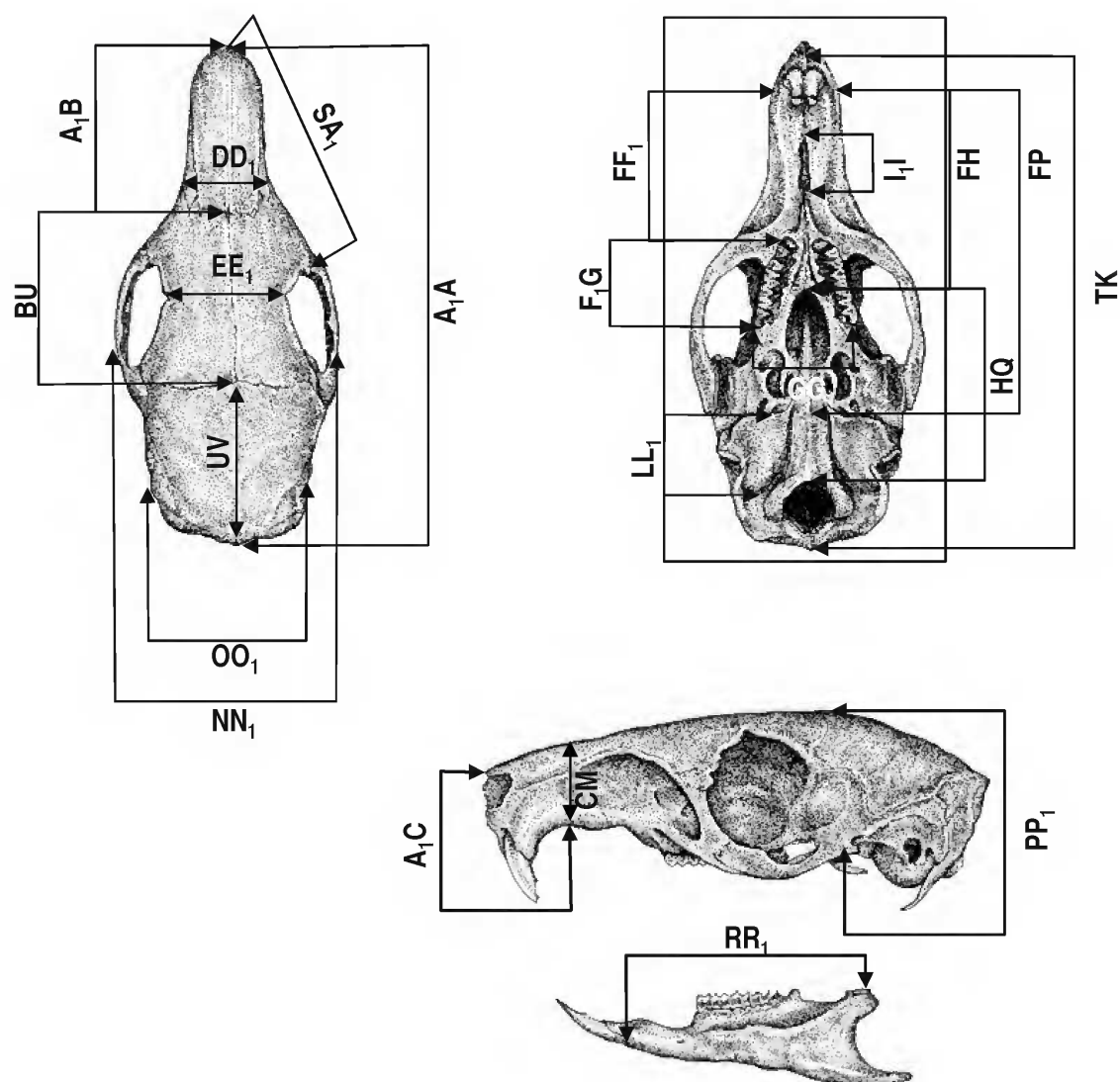


Fig.2- Crânio de um indivíduo macho adulto de *Kerodon rupestris* (MN 26570), indicando os pontos entre os quais foram feitas as medidas definidas no texto. (A) vista dorsal; (B) vista ventral, (C) vista lateral. (D) vista vestibular da mandíbula.

ANÁLISE QUANTITATIVA

Foram analisados 22 caracteres morfométricos cranianos e os dados foram organizados em matrizes para seleção de análises estatísticas posteriores.

Para o estudo da variação etária foram obtidas as médias aritméticas e desvios padrão, bem como análises de variância (ANOVA), calculadas para as 22 distâncias entre marcos anatômicos em ambos os sexos dos espécimens recentes e para as diferentes classes de idade (SOKAL & ROHLF, 1981) utilizando o software MINTAB versão 13. Foram excluídos desta análise os indivíduos de idade um por serem numericamente insuficientes.

Alguns indivíduos, principalmente entre os sub-fósseis, apresentaram estruturas cranianas fragmentadas impossibilitando a mensuração precisa de certos caracteres. Desta maneira, foram estimados para estes indivíduos seus dados ausentes através do método proposto por STRAUSS *et al.* (2003).

Objetivando compreender os padrões gerais de variação no tamanho e forma ao longo das amostras, foi realizada uma análise dos componentes principais (MANLY, 1994) a partir da matriz de variância-covariância dos 22 caracteres log-transformados da amostra de Sítio Canto (Campos Sales, CE), incluindo indivíduos de todas as idades. No caso de correlação positiva de todos

os caracteres com o primeiro componente principal, este eixo foi interpretado como um fator de variação associado principalmente ao tamanho geral (STRAUSS, 1985; REIS *et al.*, 1990). Este procedimento tem sido empregado como um bom indicador multidimensional da variação do fator de tamanho em estudos ontogenéticos com roedores (REIS *et al.*, 1990; PESSÔA & STRAUSS, 1999; GONÇALVES, 2001).

Somente caracteres métricos foram utilizados na análise da variação sexual. Assim, para o estudo na análise entre os sexos foram obtidos a média e o desvio padrão de cada um dos 22 caracteres para as classes de idades combinadas e foi efetuada uma análise de variância (ANOVA) para verificar se a diferença entre os sexos é estatisticamente significativa, ficando estabelecido previamente o nível de significância de 5% ($\alpha = 0,05$) (SOKAL & ROHLF, 1981). Para evitar possíveis distorções nos resultados, foi feita uma exclusão aleatória no número de indivíduos do sexo feminino de idade três, uma vez que este era superior (40 ♀ e 15 ♂) ao número de machos nesta amostra.

Com a intenção de verificar o grau de variação entre os sexos para todos os caracteres simultaneamente e em todas as classes etárias combinadas, foi realizada uma análise canônica independente-do-tamanho. Esta análise consiste basicamente em remover o efeito da variação do tamanho dentro de um grupo pela regressão de cada caráter separadamente em um primeiro componente principal e então aplicar uma análise canônica discriminante sobre os resíduos obtidos pelas regressões (STRAUSS, 1985; REIS *et al.*, 1990).

Todas as análises multivariadas foram realizadas utilizando o programa estatístico MatLab versão 4.3 (Math Works) utilizando algoritmos escritos por R. E. Strauss e disponíveis na Internet.

RESULTADOS

ANÁLISE QUALITATIVA

Para o estabelecimento das cinco classes de idade (Fig.3) foram constatadas as seguintes condições dos caracteres cranianos:

IDADE 1 – suturas do supraoccipital fusionadas, mas não obliteradas com o interparietal, parietal e mastóideo; suturas do exoccipital abertas com o supraoccipital e o basioccipital; suturas do basioccipital abertas com o basisfenóide e bula timpânica; processo paraoccipital pequeno, não

ultrapassando a borda ventral do meato acústico externo (Fig.4a); suturas abertas entre o basisfenóide e pré-esfenóide; suturas fusionadas entre o basisfenóide e o alisfenóide; suturas do alisfenóide fusionadas e bem visíveis com o pterigóide; suturas do maxilar abertas com a pré-maxila; borda posterior do forâmen incisivo bem aberta (Fig.5a); suturas abertas entre o nasal, a maxila e pré-maxila; suturas abertas entre o frontal com os nasais, com o maxilar (lateralmente) e com o parietal; suturas do parietal fundidas com o interparietal e escamosal; suturas abertas do parietal com o frontal; suturas em início de fusão do interparietal (Fig.6a) com o supraoccipital e parietal; suturas abertas do jugal com os processos zigomáticos da maxila e do temporal.

IDADE 2 – suturas do supraoccipital fundidas com o exoccipital, mas com visualização da linha de contato entre ambos; suturas fundidas do basisfenóide, mas ainda visíveis com o pré-esfenóide; suturas do maxilar fundidas com a pré-maxila; estreitamento da base posterior do forâmen incisivo (Fig.5b); fusão das suturas entre os nasais, maxilares e pré-maxila; fusão da sutura do frontal com o parietal (em alguns espécimens permanece ainda aberta); obliteração da sutura do parietal com o interparietal (pouco marcado); obliteração da sutura do interparietal com o parietal (ainda visível); suturas do jugal com os processos zigomáticos da maxila e do temporal fundidas, mas bem demarcadas.

IDADE 3 – a borda livre do processo paraoccipital atinge a margem ventral da bula timpânica (Fig.4b), suturas do supraoccipital com o interparietal (Fig.6b) e do parietal com o mastóide fundidas; sutura do supraoccipital com o exoccipital obliterada; suturas do exoccipital com o basioccipital obliteradas; sutura do basioccipital com o basisfenóide fundida; sutura do basisfenóide obliterada com o pré-esfenóide; estreitamento mais acentuado da borda posterior do forâmen incisivo; expansão dorso-ventral do jugal.

IDADE 4 – a borda livre do processo paraoccipital ultrapassa ligeiramente a borda ventral da bula timpânica (Fig.4c); basisfenóide e basioccipital obliterados, mas com linha de sutura ainda visível; suturas do supraoccipital com o interparietal, parietal e exoccipital obliteradas; linha de sutura entre o frontal com o parietal já muito sutil; aparecimento da crista parietal; fusão da pré-maxila e maxila definindo o limite do forâmen incisivo (Fig.5c); obliteração do interparietal com os ossos adjacentes (Fig.6c).

IDADE 5 – Sutura do supraoccipital com o mastóideo obliterada; desaparece a linha de sutura do basisfenóide; a borda livre do processo paraoccipital ultrapassa a borda ventral da bula timpânica e se inclina ventralmente (Fig.4d); suturas do basisfenóide totalmente obliteradas com o basioccipital; suturas do alisfenóide obliteradas, mas ainda visíveis com o pterigóide; suturas do maxilar obliteradas com a pré-maxila; obliteração mediana dos frontais e obliteração dos frontais com o parietal; obliteração, na maioria dos indivíduos observados, do parietal com o escamosal, frontal e supraoccipital; obliteração do jugal com os ossos adjacentes, mas permanecendo visível as linhas das suturas entre elas; constrição da borda posterior do forâmen incisivo (Fig.5d); crista parietal bem definida (Fig.6d).

O índice etário proposto neste estudo para *K. rupestris* propicia a estimativa da idade reprodutiva de espécimes em coleções, uma vez que estudos com animais em cativeiro demonstraram que indivíduos pesando em torno de 500 gramas estão reprodutivamente maduros com aproximadamente três meses de vida (LACHER, 1979, 1981; KLEIMAN *et al.*, 1979; ROBERTS *et al.*, 1984). Fazendo a equivalência de pesos dos indivíduos tomados em campo e registrados nos dados das fichas do Serviço Nacional da Peste foi possível estabelecer que

indivíduos com esse peso estão localizados nas classes dois e três, determinadas pela condição das suturas cranianas. Esses indivíduos foram considerados jovens adultos pelo critério desenvolvido no presente estudo.

ANÁLISE QUANTITATIVA

COMPARAÇÃO ENTRE AS CLASSES DE ESPÉCIMES RECENTES

Variação Etária

A estatística descritiva (média e desvio padrão) para os sexos combinados dos indivíduos recentes mostrou que, como esperado, houve aumento de tamanho para a maioria dos caracteres cranianos medidos e com aumento de tamanho craniano entre os indivíduos adultos, caracterizando um crescimento indeterminado.

A determinação de classes de idade com base em caracteres qualitativos foi corroborada pelas análises de variância (ANOVA), que mostraram diferenças altamente significativas ($P<0.001$) entre as classes de idade dois a cinco em todas os caracteres cranianos estudados entre sexos combinados (Tab.1).

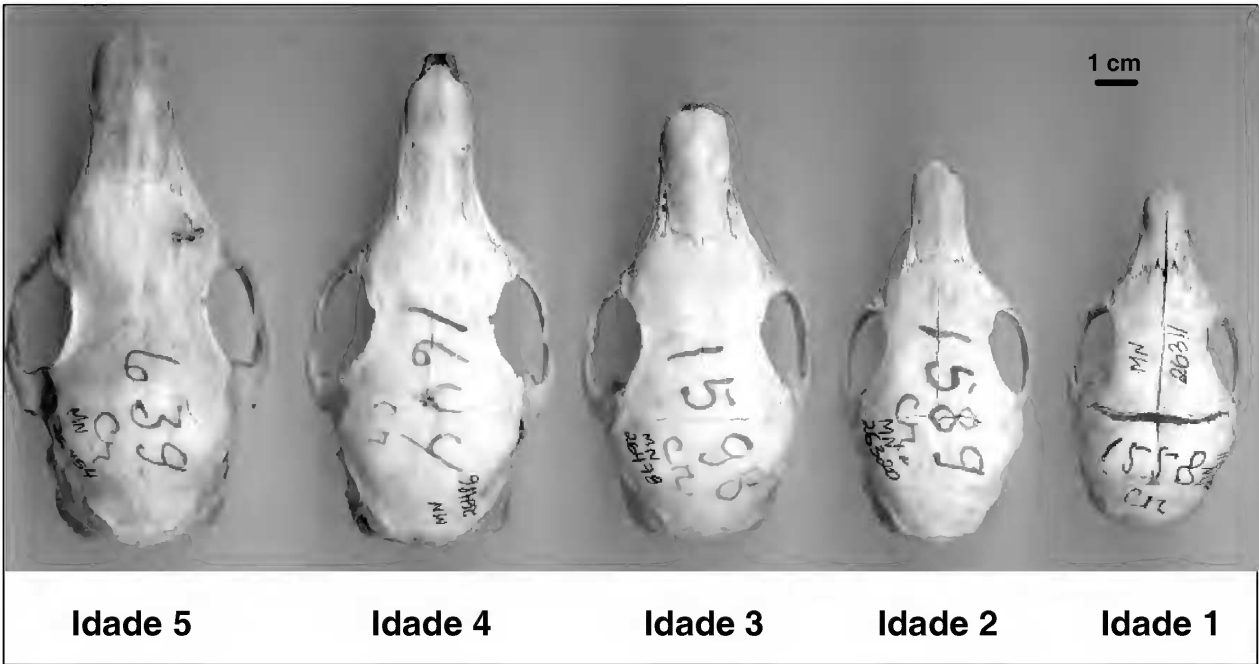


Fig.3- Vista dorsal da série ontogenética de uma população de *Kerodon rupestris* proveniente do Sítio Canto, Campos Sales – CE. Idade 1: MN 26317; Idade 2: MN 26268; Idade 3: MN 26553; Idade 4: 26581; Idade 5: MN 26318.

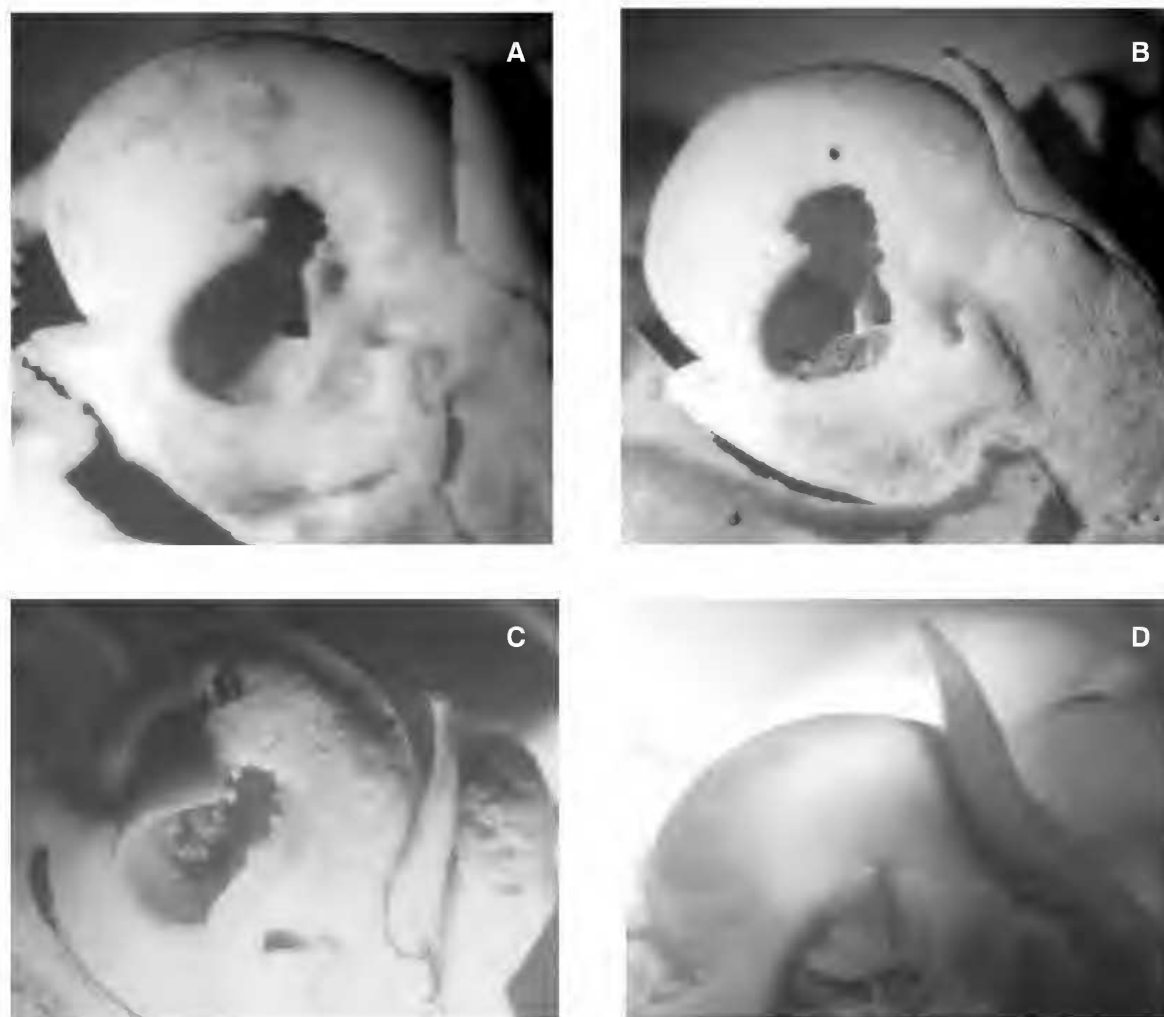


Fig.4- Graus de desenvolvimento do processo paraoccipital de *Kerodon rupestris*. (A) Indivíduo de idade 1 (MN26317); (B) indivíduo de idade 3 (MN 26553); (C) indivíduo de idade 4 (MN 26581); (D) indivíduo de idade 5 (MN 26318).

Componentes principais foram calculados para explorar os padrões de variação nos fatores de tamanho e de forma ao longo das cinco classes etárias dos indivíduos coletados em Sítio Canto. A representação individual dos escores em relação aos dois primeiros componentes, os vetores de correlação entre os caracteres e os respectivos componentes, bem como o padrão de distribuição das elipses correspondentes, encontram-se na figura 7. O primeiro componente principal (PC1) sumarizou 82,3% do total de variação, enquanto o PC2 representou 6,9%, explicando um total de 89,2% da variação etária dentro da amostra de Sítio Canto (Fig.7). Todos os caracteres encontram-se positivamente correlacionados com o primeiro componente principal, podendo desta forma ser interpretado o PC1 como um eixo de variação no fator geral de tamanho. Desta forma, a maior parte da

variabilidade morfométrica na amostra em estudo pode ser atribuída ao fator geral de tamanho ao passo que a variabilidade restante, representada pelos demais componentes, podem ser interpretados como expressão da variação na forma. Constatou-se que as cinco classes etárias estão distribuídas em ordem crescente no espaço morfométrico, apesar de haver áreas de sobreposição entre elas (Fig.7a). Elipses de 95% de confiança foram obtidas para os centróides, facilitando a interpretação dos padrões de discriminação entre as cinco classes etárias (Fig.7b). A diferença significativa de tamanho craniano entre as diferentes classes de idade implica na necessidade da separação de classes etárias para estudos de variação geográfica. Desta forma, se o efeito do tamanho não for retirado, somente indivíduos de uma mesma categoria etária devem ser usados em estudos entre populações.

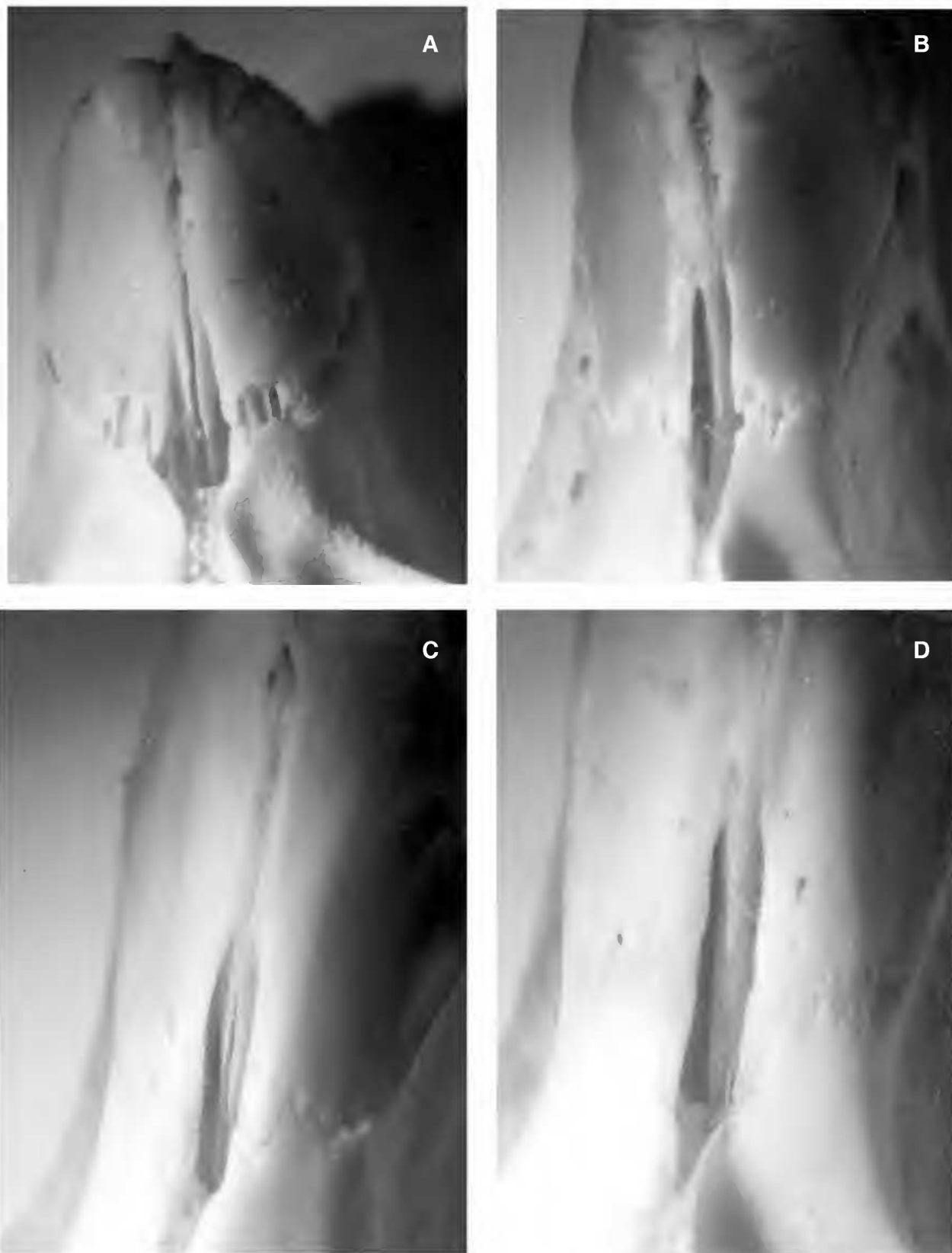


Fig.5- Graus de desenvolvimento do forâmen incisivo de *Kerodon rupestris*. (A) indivíduo de idade 1 (MN26317); (B) indivíduo de idade 3 (MN 26553); (C) indivíduo de idade 4 (MN 26581); (D) indivíduo de idade 5 (MN 26318).

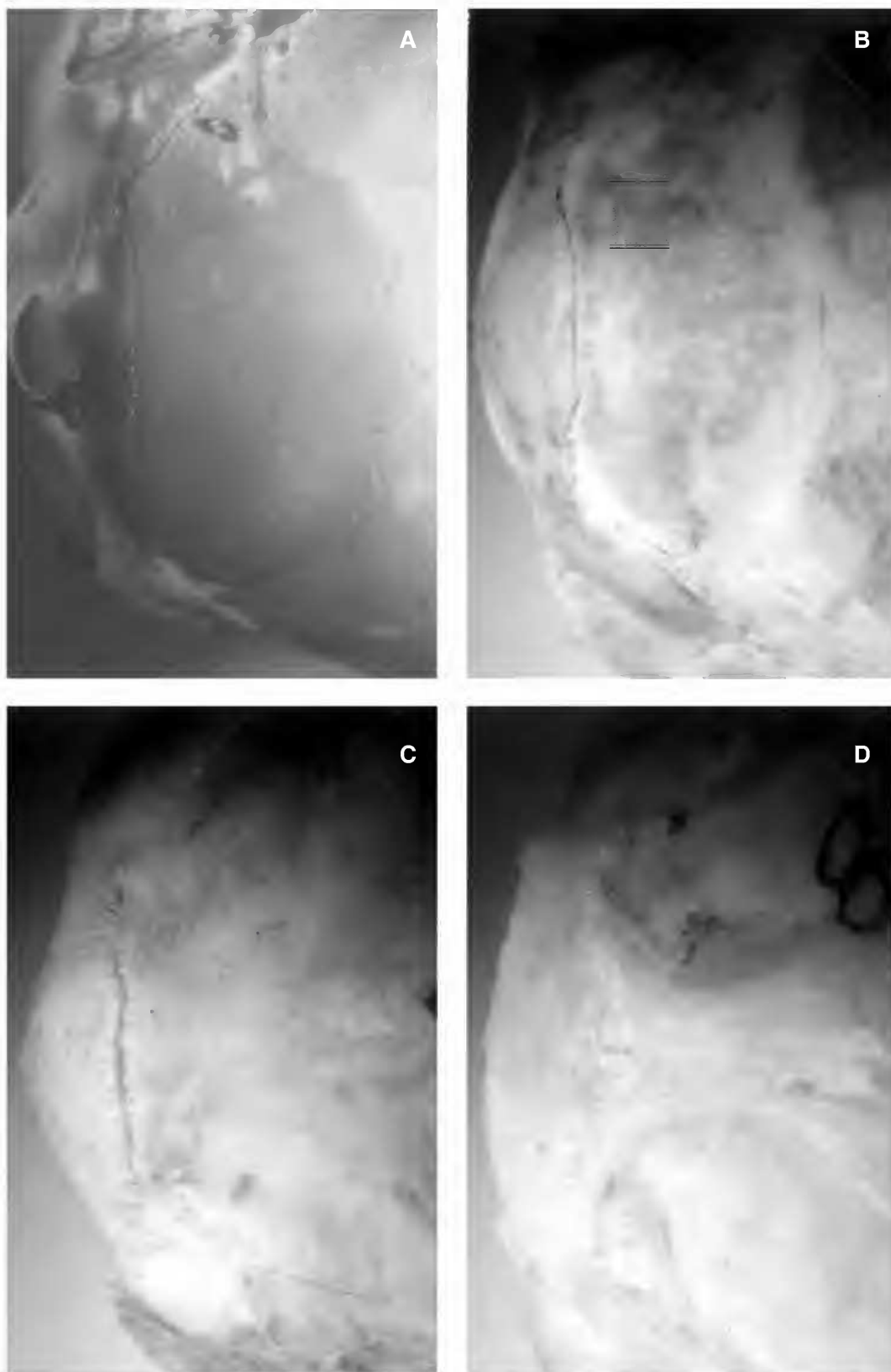


Fig.6- Graus de desenvolvimento dos ossos interparietal e parietal de *Kerodon rupestris*. (A) indivíduo de idade 1 (MN26317); (B) indivíduo de idade 3 (MN 26553); (C) indivíduo de idade 4 (MN 26581); (D) indivíduo de idade 5 (MN 26318).

TABELA 1. Estatística descritiva e análise de variância (ANOVA) para os sexos combinados das 22 variáveis estudadas em crânios de indivíduos de *Kerodon rupestris* provenientes do Sítio Canto, Município de Campos Sales, Ceará.

VARIÁVEIS	IDADE 2			IDADE 3			IDADE 4			IDADE 5			P	F
	N	MD	DP	N	MD	DP	N	MD	DP	N	MD	DP		
A1A Comp. occip-nasal	10	58.390	4.266	27	62.873	2.825	75	69.433	2.529	27	72.144	1.823	0.000	99.28
A1B Comp. nasal	13	17.188	1.901	34	19.421	1.627	85	23.044	1.581	29	24.096	1.174	0.000	86.06
A1C Comp. rostral 1	13	14.086	2.868	34	15.461	1.233	85	18.253	1.331	29	19.410	0.909	0.000	62.58
SA1 Comp. rostral 2	13	24.965	2.412	33	28.218	1.891	85	32.576	1.887	29	34.539	1.151	0.000	110.25
DD1 Larg. rostral	17	11.999	1.069	41	13.438	0.909	95	15.155	0.976	31	15.890	0.931	0.000	76.93
EE1 Larg.const.interorb.	17	14.192	0.709	41	15.189	0.606	95	16.045	0.689	31	16.554	0.498	0.000	45.24
BU Comp. frontal	16	22.379	1.316	40	23.929	1.415	93	25.692	1.172	31	26.937	0.940	0.000	65.84
UV Comp. parietal	15	17.350	0.892	39	17.947	1.036	89	18.701	1.008	29	19.330	0.898	0.000	18.84
FF1 Comp. diastema	17	14.375	1.620	40	16.700	1.372	96	19.698	1.264	31	21.075	0.735	0.000	136.23
F1G Comp.série.molar.sup	17	12.088	0.716	39	12.876	0.767	97	14.146	0.709	30	14.715	0.754	0.000	63.30
FH Comp. palato	17	21.153	2.203	39	24.270	1.669	95	28.049	1.628	31	29.929	1.161	0.000	134.52
HQ Comp.pós-palatal	12	23.049	1.704	27	24.857	1.244	83	27.550	1.291	29	28.288	0.901	0.000	74.03
GG1 Larg. maxilar	17	11.699	0.768	38	12.763	0.698	92	13.695	0.618	29	14.414	0.530	0.000	71.16
II1 Comp. fora. incisivo	17	4.327	0.671	39	5.147	0.872	95	6.056	0.789	31	6.435	0.878	0.000	30.65
FP Comp. basilar	12	35.002	2.759	29	39.097	2.522	87	44.073	2.042	29	46.197	1.212	0.000	111.68
TK Comp. condilobasal	13	57.294	4.063	28	61.620	2.809	82	68.071	2.374	29	70.674	1.558	0.000	118.97
LL1 Comp. bular	15	10.835	0.483	34	11.281	0.532	91	11.613	0.521	30	11.888	0.487	0.000	17.53
NN1 Larg.zigomática	10	27.763	2.325	25	30.722	1.382	80	33.019	1.368	28	34.459	0.873	0.000	66.56
OO1 Larg.entre.proc.parao	13	19.840	1.455	28	20.491	0.799	76	21.934	0.768	26	22.995	0.775	0.000	56.18
PP1 Alt. craniana	12	16.041	0.731	29	16.738	0.516	85	17.509	0.682	29	17.744	0.599	0.000	28.24
CM Alt. rostral	13	9.922	0.637	36	11.020	0.718	87	12.326	0.742	30	13.205	0.707	0.000	77.48
RR1 Comp. mandibular	16	32.632	2.972	39	36.231	2.484	92	39.904	1.913	29	41.516	1.963	0.000	73.17

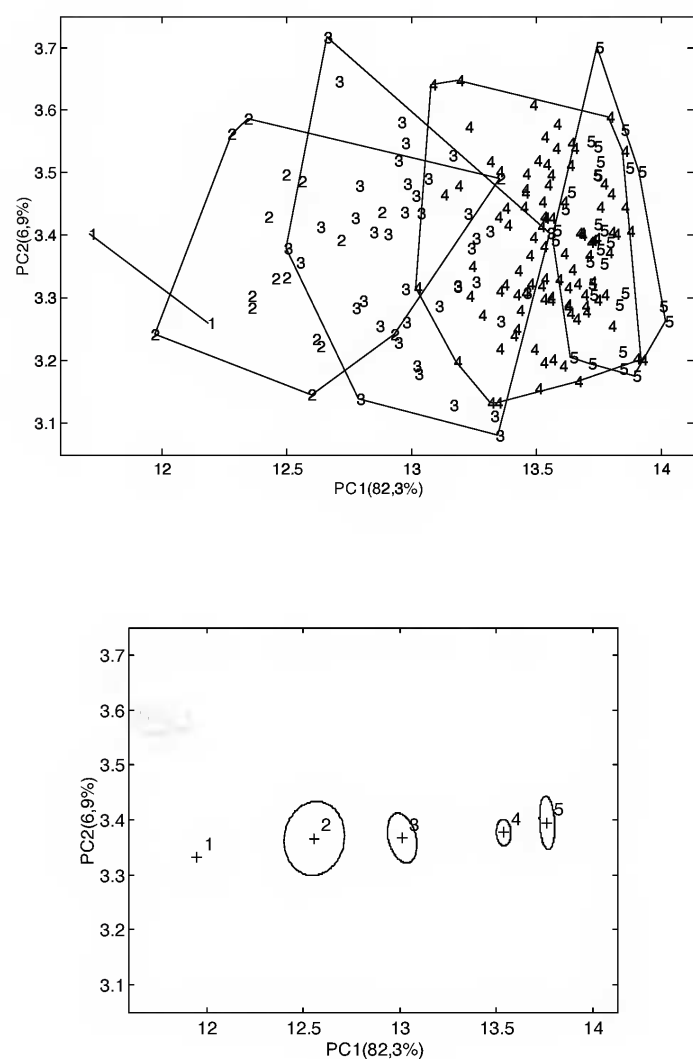


Fig.7- Análise de componentes principais (PC1 e PC2) dentro da população *Kerodon rupestris* proveniente de Campos Sales, CE. (A) Projeção dos escores individuais identificados pela idade relativa (1, 2, 3, 4 e 5); (B) Elipses de 95% de confiança dos centróides das amostras em relação aos dois componentes principais PC1 e PC2.

Variação Sexual

A análise descritiva (média e desvio padrão) e a análise de variância (ANOVA) para os sexos de indivíduos com idades combinadas procedentes do Sítio Canto, Município de Campos Sales, CE, indicaram tamanho maior nos machos na maioria dos 22 caracteres estudados. Fêmeas de idade dois apresentaram nove destes caracteres com valores superiores aos dos machos enquanto que as fêmeas de idade três apresentaram quatro, as de idade quatro tiveram seis

caracteres de maior valor e as de idade cinco apresentaram sete destes caracteres maiores do que os machos de idade equivalente. A maioria desses 22 caracteres estudados não apresentaram diferenças significativas entre os sexos. Apenas a largura rostral (DD_1) dos indivíduos de idade quatro e o comprimento rostral 2 (SA_1) e a largura do maxilar (GG_1) em indivíduos de idade cinco apresentaram diferenças pouco significativas (Tab.2).

A análise canônica discriminante (CDA) independente do tamanho ("Size Free") para a variação sexual dentro da população, corroborou as análises descritivas e de variância, na indicação do tamanho ligeiramente maior entre os indivíduos machos. A grande área de sobreposição no espaço morfométrico multivariado entre os sexos, indica baixo dimorfismo sexual dentro dessa população (Fig.8).

COMPARAÇÃO ENTRE AS CLASSES DE ESPÉCIMES RECENTES E OS SUB-FÓSSEIS (COLETADOS NAS GRUTAS CALCÁRIAS DA BAHIA)

Ao utilizar o mesmo critério qualitativo no estabelecimento de classes etárias dos espécimes recentes para os 16 espécimes coletados nas grutas calcárias da Bahia, encontrou-se que 14 indivíduos foram incluídos na idade quatro e dois na idade cinco (Tab.3). Destes 14 exemplares com idade quatro, apenas uma variável mensurada, o comprimento do nasal (A_1B), apresentou valor menor do que aqueles encontrados nos exemplares recentes da mesma idade.

Sete variáveis, comprimento total do crânio (A_1A); comprimento do nasal (A_1B); distância entre a sutura ventral da pré-maxila-maxila e a borda rostral da pré-maxila (A_1C); distância entre a sutura fronto-lacrimal e a borda rostral do nasal (SA_1); a largura rostral (DD_1); comprimento do diastema (FF_1); e a largura da maxila (GG_1), apresentaram valores superiores àqueles encontrados nos espécimes recentes de idade quatro e inferiores aos de idade cinco. Todas as 13 variáveis restantes apresentaram valores superiores àqueles de idade cinco dos espécimes recentes.

TABELA 2. Análise de variância (ANOVA) para variação sexual das quatro classes de idade separadamente em 22 variáveis estudadas em crânios de *Kerodon rupestris* provenientes de Sítio Canto, Município de Campos Sales, Ceará.

CARACTERES	2 (♀ =10; ♂ =7)				3 (♀ =17; ♂ =12)				4 (♀ =53; ♂ =42)				5 (♀ =26; ♂ =36)			
	MD	DP	F	P	MD	DP	F	P	MD	DP	F	P	MD	DP	F	P
A1A Comp. occip-nasal)	58,08 58,30	0,99 0,52	0,00	ns	61,23 61,82	0,52 0,54	0,11	ns	69,22 69,70	0,77 0,21	0,65	ns	72,42 71,92	0,87 0,74	1,04	ns
A1B Comp. Nasal	17,19 17,19	0,64 0,67	0,00	ns	18,69 19,19	0,89 0,67	0,53	ns	22,99 23,11	1,47 1,34	0,11	ns	24,15 14,16	0,66 1,42	0,09	ns
A1C Comp. rostral 1	13,58 14,90	0,96 0,44	0,64	ns	14,88 15,72	0,82 0,33	1,70	ns	18,33 18,15	0,40 0,23	0,35	ns	19,66 19,24	0,84 0,92	3,23	ns
SA1 Comp. rostral 2	24,90 25,08	0,78 0,82	0,02	ns	27,10 27,70	0,96 0,59	0,43	ns	32,40 32,80	0,42 0,66	0,94	ns	34,90 34,28	0,95 1,20	4,39	*
DD1 Larg. Rostral	11,75 12,36	1,00 0,91	1,35	ns	12,98 13,09	0,68 0,14	0,12	ns	14,97 15,39	0,99 0,92	4,33	*	15,81 15,95	0,58 0,35	0,35	ns
EE1 Larg.const.interorbital	14,21 14,16	0,79 0,64	0,02	ns	14,89 14,99	0,87 0,53	0,17	ns	16,12 15,95	0,69 0,68	1,39	ns	16,44 16,63	0,71 0,70	0,66	ns
BU Comp. Frontal	22,21 22,66	0,65 0,08	0,40	ns	23,44 23,30	0,90 0,34	0,07	ns	25,76 25,60	0,71 0,79	0,44	ns	27,09 26,83	0,41 0,20	1,28	ns
UV Comp. Parietal	17,44 17,21	0,67 0,60	0,22	ns	17,75 17,68	0,12 0,88	0,03	ns	18,53 18,92	0,91 1,09	3,35	ns	19,15 19,47	0,88 0,88	1,87	ns
FF1 Comp. Diastema	14,35 14,41	0,24 0,92	0,01	ns	15,93 16,10	0,22 0,12	0,05	ns	19,60 19,82	0,42 0,15	0,70	ns	21,18 21,00	0,64 0,78	0,91	ns
F1G Comp.série.molar.sup.	12,08 12,09	0,75 0,73	0,00	ns	12,64 12,62	0,93 0,68	0,00	ns	14,12 14,18	0,78 0,60	0,19	ns	14,60 14,81	0,85 0,65	1,17	ns
FH Comp. palato	21,17 21,13	0,81 1,04	0,00	ns	23,30 23,40	0,37 0,46	0,01	ns	27,85 28,30	0,78 0,39	1,84	ns	29,85 29,98	0,74 0,27	0,19	ns
HQ Comp.pós-palatal	23,09 22,97	0,96 0,61	0,01	ns	24,19 24,35	0,93 1,10	0,04	ns	27,44 27,69	0,39 0,16	0,75	ns	28,32 28,44	0,75 0,72	0,27	ns
GG1 Larg. maxilar	11,55 11,92	0,88 0,54	0,94	ns	12,41 12,42	1,03 0,73	0,00	ns	13,63 13,78	0,67 0,55	1,41	ns	14,20 14,57	0,41 0,55	7,54	**
II1 Comp. for. incisivo	3,83 4,33	0,57 0,15	1,32	ns	5,39 5,11	1,40 0,48	0,11	ns	5,79 5,93	0,52 0,56	0,28	ns	6,37 6,48	0,96 0,80	0,25	ns
FP Comp. basilar	35,16 34,69	1,39 0,51	0,07	ns	37,69 37,94	0,89 0,24	0,03	ns	43,77 44,48	0,21 0,18	2,66	ns	46,24 46,16	0,89 0,87	0,07	ns
TK Comp. condilobasal	57,43 57,08	0,71 0,62	0,02	ns	59,91 60,39	1,36 0,58	0,09	ns	67,80 68,42	0,48 0,21	1,37	ns	70,67 70,68	0,66 0,47	0,00	ns
LL1 Comp. bular	10,58 11,03	0,44 0,28	1,53	ns	11,01 11,33	0,31 0,31	1,90	ns	11,68 11,53	0,47 0,57	1,79	ns	12,02 12,18	0,37 0,69	0,25	ns
NN1 Larg. zigomática	27,60 28,14	0,81 0,44	0,10	ns	29,59 30,38	0,60 0,54	0,74	ns	32,95 33,10	0,54 0,63	0,24	ns	34,39 34,52	0,60 0,91	0,30	ns
OO1 Larg.entre.proc.paraoccip.	19,93 19,69	0,85 0,50	0,13	ns	20,17 20,26	0,28 0,40	0,04	ns	21,96 21,91	0,89 0,59	0,07	ns	23,01 22,99	0,60 0,91	0,01	ns
PP1 Alt. craniana	15,98 16,16	0,85 0,50	0,13	ns	16,45 16,74	0,72 0,71	0,91	ns	17,40 17,64	0,67 0,68	2,72	ns	17,70 17,78	0,49 0,67	0,21	ns
CM Alt. rostral	10,13 9,60	0,75 0,11	2,36	ns	10,72 10,84	0,93 0,72	0,19	ns	12,35 12,29	0,80 0,65	0,14	ns	13,30 13,14	0,59 0,77	0,67	ns
RR1 Comp. mandíbula	32,94 32,23	0,67 0,58	0,21	ns	35,16 35,57	0,46 0,26	0,16	ns	39,60 40,29	0,31 0,76	3,07	ns	41,21 41,76	0,66 0,24	1,15	ns

(MD) média; (DP) desvio-padrão; (F) valor da ANOVA; (P) nível de significância da ANOVA; (*) $P < 0,05$; (**) $P < 0,01$; (ns) não significativo. Valores superiores em MD e DP referem-se aos indivíduos do sexo feminino e os inferiores aos masculinos.

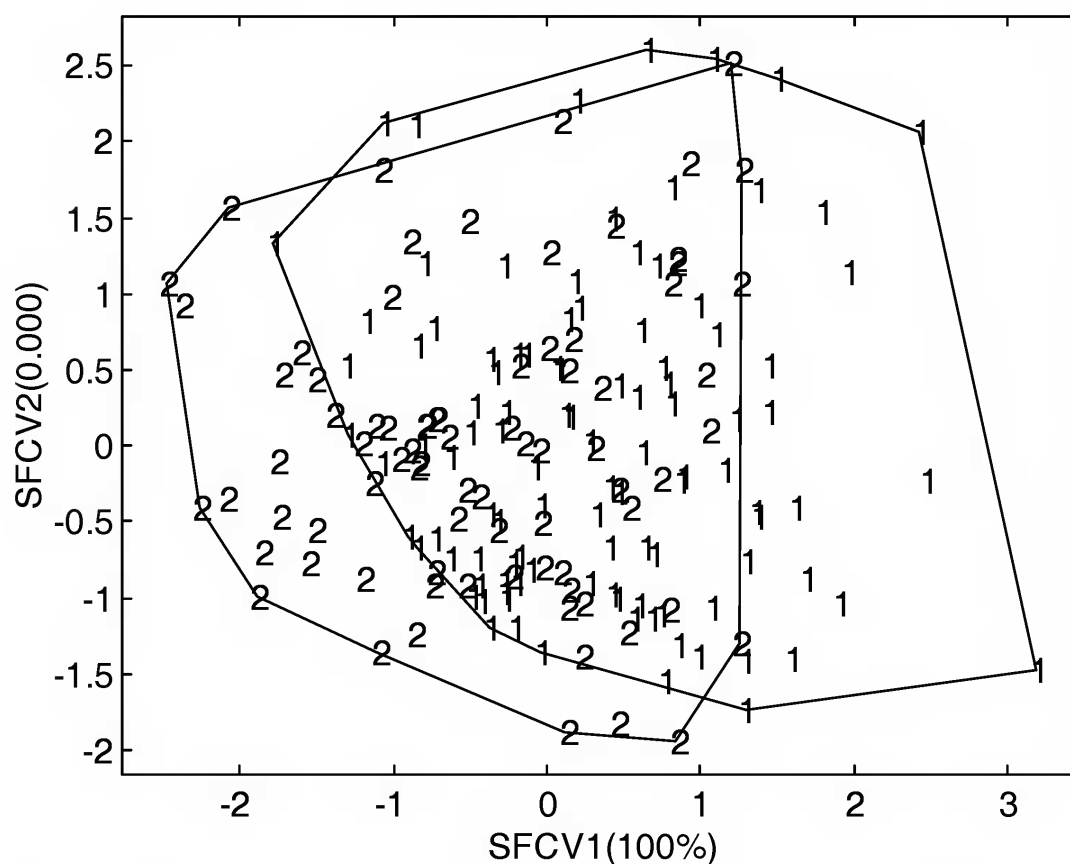


Fig.8- Análise discriminante canônica independente-do-tamanho indicando as projeções dos escores individuais para indivíduos machos (1) e fêmeas (2) de *Kerodon rupestris* provenientes do Sítio Canto, Município de Campos Sales, CE.

DISCUSSÃO

A variação dentro de uma população pode ser atribuída a fontes sexuais, ontogenéticas, ambientais e a fatores ao acaso (STRANEY, 1978). Desta forma, é importante tratar apropriadamente a magnitude da variação intrapopulacional antes de avaliar a variação geográfica (PATTON & ROGERS, 1983; THORPE, 1983; PESSÔA & REIS, 1991).

VARIAÇÃO ETÁRIA

A magnitude da variação em caracteres cranianos ao longo da ontogenia tem sido investigada para diversos grupos de roedores e o padrão comum encontrado é o de crescimento contínuo ao longo das classes de idade, acompanhado de desgaste dentário e obliteração de suturas cranianas (HERSHKOVITZ, 1962; REIG, 1977; OJASTI, 1978; DALY & PATTON, 1986; PESSÔA & REIS, 1994; BRANDT & PESSÔA, 1994; OLIVEIRA, 1992; OLIVEIRA *et al.*, 1998). A variação

encontrada na análise craniana de *Kerodon rupestris* seguiu esta tendência com exceção feita para o desgaste dentário, que não revelou um padrão informativo no nível observado. Por outro lado, o grau de obliteração de suturas cranianas usado com sucesso para determinar classes de idade em mamíferos (JUNGE & HOFFMEISTER, 1980; VOSS & ANGERMAN, 1997), foi bastante útil na determinação de categorias etárias em *Kerodon rupestris*.

O substancial componente etário de variação em caracteres cranianos de indivíduos adultos de espécies do gênero *Proechimys* encontrados por PATTON & ROGERS (1983) e PATTON (1987) levou estes autores a sugerir que muitos caracteres craniométricos rotineiramente usados em análises multivariadas no estudo da sistemática de roedores pudessem ter valor questionável no estudo sistemático daquele gênero e que somente classes etárias equivalentes de adultos deveriam ser usadas em estudos de análise geográfica.

O crescimento craniano em classes de adultos, evidenciado também nos resultados das análises

TABELA 3. Estatística descritiva e análise de variância (ANOVA) para os sexos combinados das 21 variáveis estudadas em crânios de indivíduos sub-fósseis de *Kerodon rupestris* provenientes das grutas calcárias da Bahia.

VARÁVEIS	IDADE 4			IDADE 5			P	F
	N	MD	DP	N	MD	DP		
A1A Comp. occip-nasal	2	71.34	1.65	φ	φ	φ	φ	φ
A1B Comp. nasal	4	21.988	1.631	φ	φ	φ	φ	φ
A1C Comp. rostral 1	4	19.277	0.715	φ	φ	φ	φ	φ
SA1 Comp. rostral 2	4	33.500	1.902	φ	φ	φ	φ	φ
DD1 Larg. rostral	9	15.784	1.197	φ	φ	φ	φ	φ
EE1 Larg.const.interorb.	13	17.440	1.236	2	17.330	0.636	0.906	0.01
BU Comp. frontal	14	28.129	2.618	2	30.425	0.375	0.249	1.45
UV Comp. parietal	9	19.959	1.759	2	20.765	0.177	0.550	0.39
FF1 Comp. diastema	9	20.740	1.620	1	22.440	0.000	0.349	0.99
F1G Comp.série.molar.sup	13	15.675	1.191	1	16.410	0.000	0.563	0.35
FH Comp. palato	9	30.560	2.327	1	32.080	0.000	0.553	0.38
HQ Comp.pós-palatal	5	28.436	1.844	1	29.330	0.000	0.681	0.20
GG1 Larg. maxilar	11	14.118	0.812	1	14.770	0.000	0.460	0.59
II1 Comp. fora. incisivo	8	7.874	1.020	1	7.510	0.000	0.746	0.11
FP Comp. basilar	4	47.663	1.501	φ	φ	φ	φ	φ
TK Comp. condilobasal	3	70.860	0.952	φ	φ	φ	φ	φ
LL1 Comp. bular	7	11.909	1.252	1	11.040	0.000	0.540	0.42
NN1 Larg.zigomática	2	36.49	2.10	φ	φ	φ	φ	φ
OO1 Larg.entre.proc.parao	3	23.000	0.621	φ	φ	φ	φ	φ
PP1 Alt. craniana	8	18.846	0.989	1	19.310	0.000	0.672	0.20
CM Alt. rostral	5	12.702	0.976	φ	φ	φ	φ	φ

(φ) dados ausentes.

com *Kerodon rupestris*, nos trouxe esta preocupação. Assim, na tentativa de ter uma amostra com um número equilibrado de espécimes em todas as classes etárias, optamos pelo emprego da análise discriminante independente do tamanho (STRAUSS, 1985) para as análises posteriores de variação geográfica. Desta forma o componente etário de variação pode ser adequadamente quantificado e o tamanho estatisticamente removido nas análises posteriores (BOOKSTEIN *et al.*, 1985).

O critério qualitativo de classificação etária determinado para espécimes recentes foi empregado com sucesso na alocação dos espécimes sub-fósseis. Neste sentido, foi possível constatar que os crânios dos indivíduos sub-fósseis pertencentes à mesma classe de idade apresentam dimensões maiores que aqueles dos indivíduos recentes. Este resultado corrobora os estudos de LUND (1839), onde o autor lista uma série de gêneros de mamíferos fósseis tendo dimensões maiores que as recentes, a saber: *Sphigurus* F. Cuvier, 1825; *Agouti* Lacépède, 1799; *Hydrochaerus* Gray, 1825; *Eira*, *Coendou* Lacépède, 1799 e *Dasyprocta* Illiger, 1811. Fato semelhante foi detectado em CARTELLE & LEITE (1989) ao estudarem os *Myrmecophaga* Linnaeus, 1758, do Pleistoceno e do final do Holoceno da Bahia. Estes autores constataram que algumas dimensões cranianas eram “mais avantajadas” nos exemplares fósseis se comparados aos atuais, e não descartaram a possibilidade de vir a ser este fato a repetição do que se observa com outras espécies afins, sendo plausível a existência de novas espécies com especializações a ambientes mais restritos ou peculiares no território intertropical brasileiro.

DE OLIVEIRA *et al.* (1997), em estudos da paleovegetação e paleoclimas do Quaternário tardio da Caatinga brasileira concluem que no início do Holoceno o clima era mais frio e úmido do que o atual, com expansão da floresta úmida de galeria dentro da planície do Rio Icatú (local da coleta de esporos) no Estado da Bahia, cujos elementos arbóreos possuem distribuição geográfica atual na Amazônia e na Mata Atlântica. O aumento crescente da aridez teria causado, conseqüentemente, o aumento da Caatinga e do Cerrado nos últimos 4.000 anos. Se aceitarmos a idéia de que os sub-fósseis tenham vivido nesse período, como indica a fauna a eles associada, então o maior tamanho desses exemplares poderia ser explicado pela maior oferta de alimento naquelas localidades. Hoje, tanto a região onde se localizam as grutas na Bahia bem

como a região de Campos Sales no Ceará, são consideradas como Semi-Árido ou Caatinga.

VARIAÇÃO SEXUAL

O dimorfismo sexual em mamíferos é um fenômeno relativamente comum, com tendência dos machos serem maiores que as fêmeas (RALLS, 1977; SHINE, 1989). Em roedores, a magnitude do dimorfismo sexual é relativamente baixa (DA FONSECA & KIERULFF, 1989; MCLAIN, 1993). Entretanto, diferenças em tamanho têm sido encontradas em caracteres cranianos de muitos taxa, como por exemplo em filotíneos (PROVENSAL & POLOP, 1993), esquilos (LEVENSON, 1990), geomiídeos (“pocket gophers”) (DALY & PATTON, 1986), tuco-tucos (MALIZIA & BUSCH, 1991; GASTAL, 1994), e ratos “bandicoot” (HUSSAIN *et al.*, 1992).

Em roedores histricomorfos, o dimorfismo sexual tem sido considerado baixo e, na maioria das vezes, os machos são maiores em média craniana (PESSÔA & REIS, 1992; PESSÔA & STRAUSS, 2000). Para caviíneos, o dimorfismo sexual em caracteres crânio-faciais foi recentemente investigado para *Cavia* e os resultados mostram diferenças significativas entre os sexos, com dimorfismo favorecendo machos (FARMER, 2002). Neste estudo foi detectado que os machos de *Kerodon rupestris* são maiores que as fêmeas, embora exista uma grande área de sobreposição entre os sexos no espaço multivariado de caracteres.

Duas hipóteses têm sido geralmente usadas para explicar o dimorfismo sexual em tamanho, nomeadas de seleção sexual e divergência de nicho dentro da espécie (SHINE, 1989; DAYAN & SIMBERLOFF, 1994). A primeira, seleção sexual, pode envolver confronto entre machos por disputas de fêmeas, geralmente produzindo machos maiores e mais robustos que fêmeas (LANDE, 1980). A segunda hipótese é a de que a diferença no tamanho diferenciado do corpo pode envolver causas ecológicas que resultem em diferenças sexuais de nichos, diminuindo a competição inter sexual (SHINE, 1989; SCHULTE-HOSTEDDE, 2001). Para roedores, as duas explicações têm sido utilizadas, dependendo do táxon, mas os processos que determinam o dimorfismo sexual são ainda obscuros.

A hipótese da seleção sexual tem sido a mais usada (PANKAKOSKI, 1983; DALY & PATTON, 1986; HESKE & OSTFELD, 1990; LEVENSON, 1990), mas a da divergência de nicho é preferida quando os diferentes sexos possuem diferentes

“microhabitats” ou quando a diferença entre os sexos se dá entre aparato trófico (KENNEDY & SCHNELL, 1978; XIA & MILLAR, 1987; SCHULTE-HOSTEDDE, 2001). *Kerodon rupestris* exibe dimorfismo sexual significativo para parte dos caracteres do aparato trófico (largura do maxilar). No entanto, não se tem conhecimento da utilização diferencial de recursos alimentares na natureza entre os sexos nesta espécie. Um estudo em cativeiro sobre a biologia reprodutiva de *Kerodon rupestris* considerou a espécie como especialista trófico, uma vez que possui um grau de especialização escansorial e um modo de vida folívoro, deixando de ser caracterizado somente como um herbívoro terrestre como os demais gêneros dentro dos Caviinae (ROBERTS *et al.*, 1984).

A relação do tamanho corporal, bem como o grau de dimorfismo sexual e a qualidade nutricional diferenciada, foi estudada em Geomyidae e os resultados mostraram que o grau de crescimento destes animais e o dimorfismo sexual é influenciado pela qualidade de alimentos como uma resposta fenotípica a diferentes habitats entre localidades (PATTON & BRYLSKI, 1987). Embora *Kerodon rupestris* exiba dimorfismo sexual para parte dos caracteres do aparato trófico, este não foi significativo o bastante para interferir nas futuras análises entre populações.

CONCLUSÕES

Os caracteres cranianos qualitativos selecionados foram úteis na elaboração de um critério para determinação de cinco categorias etárias de *Kerodon rupestris*.

A partir do critério etário com definição de jovens e adultos sugere-se que somente a última categoria seja empregada em estudos de variação geográfica nesta espécie, caso o efeito do tamanho não seja estatisticamente removido.

Constatou-se um crescimento craniano contínuo entre os indivíduos recentes, sendo este, entretanto, maior entre as idades dos jovens adultos (três e quatro) do que a juvenil (dois e três), em 18 das 22 variáveis analisadas, seguida dos adultos velhos (quatro e cinco).

O dimorfismo sexual é pouco acentuado em *Kerodon rupestris*, sendo entretanto os machos ligeiramente maiores do que as fêmeas. Este resultado foi corroborado pela análise canônica independente-do-tamanho que indicou uma grande

área de sobreposição entre os sexos no espaço multivariado.

Todos os exemplares sub-fósseis analisados eram adultos, incluídos em duas diferentes classes quatro e cinco. Provavelmente a ocorrência somente de adultos seja devida à dificuldade de fossilização de crânios jovens, em função de sua fragilidade.

O critério etário aqui estabelecido foi empregado com sucesso para uma população proveniente de grutas calcárias do Estado da Bahia.

Os espécimes sub-fósseis de idade quatro apresentaram valores médios dos caracteres cranianos maiores do que os indivíduos recentes de mesma idade em 95,24% das variáveis mensuradas e 61,90% se comparados com os de idade cinco.

AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem aos responsáveis pela coleção de Mastozoologia do Museu Nacional/UFRJ - Rio de Janeiro (MNRJ) e pela coleção de Paleontologia da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais (PUC-MG), pelo empréstimo do material e apoio científico. Aos Drs. Cástor Cartelle (PUC-MG), Martin Ubilla (FCIEN-UY), Ulyses Pardiñas (CENPAT-AR) e Maria Guiomar Vucetch (MLP-AR), por seus comentários e sugestões. Aos professores do Museu Nacional, Dr. João Alves de Oliveira e Dr. Luiz Flamarion Barbosa de Oliveira, pela leitura e críticas da versão preliminar do manuscrito. A Pablo Rodrigues Gonçalves (MNRJ), pela imprescindível ajuda com as análises e programas estatísticos. Ao Prof. Celso Arcoverde de Freitas, por seu trabalho pioneiro na pesquisa do controle da peste bubônica no país. Ao apoio financeiro da CAPES e do CNPq. E em especial, agradecemos ao Prof. Ignacio Machado Brito por seu legado científico bem como por seu desempenho como educador, orientador e formador de importantes segmentos da Paleontologia brasileira atual.

REFERÊNCIAS

- ALHO, C.J.R., 1982. Brazilian rodents: their habitats and habits. In: MARES, M.A & GENOWAYS, H. H. (Eds.) **Mammalian Biology in South America**. Pennsylvania Special Publication, Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh, p.143-166.

- BOOKSTEIN, F.; CHERNOFF, B.; ELDER, R.; HUMPHRIES, J.; SMITH, G. & STRAUSS, R., 1985. **Morphometrics in Evolutionary Biology**. Special Publication 15. The Academy of Natural Sciences of Philadelphia. 277p.
- BRANDT, R.S. & PESSÔA, L.M., 1994. Intrapopulational variability in cranial characters of *Oryzomys subflavus* (Wagner, 1842) (Rodentia: Cricetidae), in northeastern Brazil. **Zoologischer Anzeiger**, **233**:45-55.
- CABRERA, A., 1961. Catalogo de los mamíferos de América del Sur. II. (Sirenia, Perrissodactyla, Lagomorpha, Rodentia, Cetacea). **Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"**, Ciencias Zoológicas, **4**:309-732.
- CARTELLE, C. & LEITE, M.T.V., 1989. Myrmecophagidae (Edentata, Vermiculata) do Pleistoceno final - Holoceno no Centro Oeste da Bahia. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 11., Curitiba. **Anais**, Curitiba: Sociedade Brasileira de Paleontologia, v.1., p.571-581.
- CHEREM, J.J.; OLIMPIO, J. & XIMENEZ, A., 1999. Descrição de uma nova espécie do gênero *Cavia* Pallas, 1766 (Mammalia - Caviidae) das Ilhas dos Moleques do Sul, Santa Catarina, Sul do Brasil. **Biotemas**, **12**(1):95-117.
- DA FONSECA, G.A.B. & KIERULFF, M.C.M., 1989. Biology and natural history of Brazilian Atlantic forest small mammals. **Bulletin of Florida State Museum, Biological Sciences** **34**(3):99-152.
- DALY, J.C. & PATTON, J.L., 1986. Growth, reproduction, and sexual dimorphism in *Thomomys bottae* pocket gophers. **Journal of Mammalogy**, **67**:256-265.
- DAYAN, T. & SIMBERLOFF, D., 1994. Character displacement, sexual dimorphism, and morphological variation among British and Irish mustelids. **Ecology**, **75**(4):1063-1073.
- DE OLIVEIRA, P.E.; BARRETO, A.M.F. & SUGUIOI, K., 1997. Paleovegetação e paleoclimas do Quaternário tardio da caatinga brasileira: o campo de dunas do médio Rio São Francisco. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE ESTRATIGRAFIA DO QUATERNÁRIO, 6., Curitiba. **Anais**, Curitiba. ABEQUA, p.473-477.
- REIS, S.F.; DA CRUZ, J.F. & VON ZUBEN, C.J., 1988. Análise multivariada da evolução craniana em roedores caviíneos: convergências de trajetórias ontogenéticas. **Revista Brasileira de Genética**, **11**(3):633-641.
- REIS, S.F.; PESSÔA, L.M. & STRAUSS, R.E., 1990. Application of size-free canonical discriminant analysis to studies of geographic differentiation. **Revista Brasileira de Genética**, **13**(3):509-520.
- FARMER, M., 2002. **Sexual dimorphism in the craniofacial growth of the Guinea Pig (*Cavia porcellus*)**. 38p. Thesis (M.S) in Biological Sciences - University of Cincinnati, Cincinnati, Ohio, USA.
- FREITAS, C.A., 1956. Notícia sobre a peste no Nordeste. **Revista Brasileira de Malariologia e Doenças Tropicais**. p.123-133.
- FREITAS, C.A., 1988. **Histórias da Peste e outras Endemias**. Memória da Saúde Pública: PEC/ENSP - Rio de Janeiro. 214p.
- FREITAS, C.A., 1998. **Saúde no Brasil**. Edições Bagaço. 209p.
- GASTAL, M.L.A., 1994. Densidade, razão sexual e dados biométricos de uma população de *Ctenomys minutus* Nehring, 1887 (Rodentia, Caviomorpha, Ctenomyidae). **Iheringia, Série Zoologia**, **77**:25-33.
- GONÇALVES, P.R., 2001. **Identidade e alocação taxonômica de duas formas simpátricas de *Oxymycterus* (Rodentia: Sigmodontinae) do Sudeste do Brasil: uma avaliação de hipóteses sobre a diversidade do gênero**. 135p, Dissertação. Programa de Pós-Graduação em Zoologia, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro.
- GUIDON, N.; DA LUZ, M.; GUERIN, C. & FAURE, M., 1993. La toca de Janela da Barra do Antônio et les autres sites paleolithiques karstiques de l'aire archeologique de São Raimundo Nonato (Piauí, Brésil): etat des recherches. **Actes XII Congres International des Sciences Préhistoriques et Protohistoriques**, **3**:483-491.
- HERSHKOVITZ, P., 1962. Evolution of Neotropical cricetine rodents (Muridae), with special reference to the phyllotine group. **Fieldiana: Zoology**, **46**:1-524.
- HESKE, E.J. & OSTFELD, R.S., 1990. Sexual dimorphism in size, relative size of testes, and mating systems in North American voles. **Journal of Mammalogy**, **71**(4):510-519.
- HUSSAIN, I.; AHMAD, M.M. & BROOKS, J.E., 1992. Body size, sex ratio and reproduction of *Bandicota bengalensis* in northern Punjab, Pakistan. **Journal of Zoology**, **24**(3):193-198.
- JUNGE, R. & HOFFMEISTER, D.E., 1980. Age determination in raccoons from cranial suture obliteration. **Journal of Wildlife Management**, **44**(3):725-729.
- KENNEDY, M.L. & SCHNELL, G.D., 1978. Geographic variation and sexual dimorphism in Ord's kangaroo rat, *Dipodomys ordii*. **Journal of Mammalogy**, **59**(1):45-59.
- KLEIMAN, D.G.; EISENBERG, J.F. & MALINIAK, E., 1979. Reproductive parameters and productivity of caviomorph rodents. In: EISENBERG, J.F. (Ed.) **Vertebrate Ecology in the Northern Neotropics**, Washington: Smithsonian Institution Press, p:173-183.
- LAGHER, T.E., 1979. Rates of growth in *Kerodon rupestris* and an assessment of its potential as a domesticated food source. **Papéis Avulsos de Zoologia**, **33**:67-76.
- LAGHER, T.E., 1981. The comparative social behavior of *Kerodon rupestris* and *Galea spixii* and the evolution of behavior in the Caviidae. **Bulletin of Carnegie Museum of Natural History**, **17**:1-71.
- LANDE, R., 1980. Sexual dimorphism, sexual selection, and adaptation in polygenic characters. **Evolution**, **34**(2):292-305.

- LESSA, G.; GONÇALVES, P.R. & MONTEIRO, C., 1998. Estudo preliminar com crânios de *Kerodon rupestris* (Mammalia, Rodentia, Caviidae) encontrados em grutas calcárias da Bahia. In: SIMPÓSIO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS, 1., Porto Alegre. **Anais**, Porto Alegre: Universidade Federal do Rio Grande do Sul, p.32.
- LEVENSON, H., 1990. Sexual size dimorphism in chipmunks. **Journal of Mammalogy**, **71**(2):161-170.
- LUND, P.W., 1839. **Segunda memória sobre a fauna das cavernas**. In: PAULA COUTO, C. - 1950. Memórias sobre a Paleontologia Brasileira. Rio de Janeiro, Instituto Nacional do Livro, Ministério da Educação e Saúde, p.181
- MALIZIA, A.I. & BUSCH, C., 1991. Reproductive parameters and growth in the fossorial rodent *Ctenomys talarum* (Rodentia: Octodontidae). **Mammalia**, **55**(2):293-305.
- MANLY, B.F.J., 1994. **Multivariate Statistical Methods - A primer** - second edition. Chapman & Hall, 215p.
- MCLAIN, D. K., 1993. Cope's rules, sexual selection, and the loss of ecological plasticity. **Oikos**, **68**(3):490-500.
- MARES, M.A. & OJEDA, R.A., 1982. Patterns of diversity & adaptation in South American hystricognath rodents. In: MARES, M.A & GENOWAYS, H.H. (Eds.) **Mammalian Biology in South America**. Pennsylvania, Special Publication, Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh, p.393-412.
- MOOJEN, J., 1952. **Os roedores do Brasil**. Rio de Janeiro: Ministério da Educação e Saúde, Instituto Nacional do Livro, Biblioteca Científica Brasileira. 214p, il.
- MOOJEN, J.; LOCKS, M. & LANGGUTH, A., 1997. A new species of *Kerodon* Cuvier, 1825 from the State of Goiás, Brazil (Mammalia, Rodentia, Caviidae). **Boletim do Museu Nacional, Nova Série, Zoologia**, Rio de Janeiro (377):1-10.
- NOVAK, R.M., 1991. **Walker's Mammals of the World** 5th ed. Baltimore: John Hopkins U. Press. 1629p.
- OJASTI, J., 1978. **Estudio biológico del chiguire o capibara**. Fondo Nacional de Investigaciones Agropecuarias. República de Venezuela. 276p.
- OLIVEIRA, J.A., 1992. **Estrutura da variação craniana em populações de *Bolomys lasiurus* (Lund, 1814) (Rodentia: Cricetidae) do Nordeste do Brasil**. 107p, Dissertação. Programa de Pós-Graduação em Zoologia, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro.
- OLIVEIRA, J.A.; STRAUSS, R.E. & REIS, S.F., 1998. Assessing relative age and age structure in natural populations of *Bolomys lasiurus* (Rodentia: Sigmodontinae) in Northeastern Brazil. **Journal of Mammalogy**, **79**(4):1170-1183.
- PANKAKOSKI, E., 1983. Morphological variation and population structure of Finnish muskrats, *Ondatra zibethica* (L.). **Annales Zoologici Fennici**, **20**:207-222.
- PATTON, J.L., 1987. Species groups of spiny rats genus *Proechimys* (Rodentia: Echimyidae). **Fieldiana: Zoology, N.S.**, **39**:305-345.
- PATTON, J.L. & ROGERS, M.A., 1983. Systematic implications of on-geographic variation in spiny rats *Proechimys* (Echimyidae). **Zeitschrift für Säugetierkunde**, **48**:363-370.
- PATTON, J.L. & BRYLSKI, P.V., 1987. Pocket gophers in alfalfa fields: causes and consequences of habitat-related body size variation. **The American Naturalist**, **130**(4):493-505.
- PESSÔA, L.M. & REIS, S.F., 1991. The contribution of indeterminate growth to non-geographic variation in adult *Proechimys* (Echimyidae). **Zeitschrift für Säugetierkunde**, **56**:219-24.
- PESSÔA, L.M. & REIS, S.F., 1992. An analysis of morphological discrimination between *Proechimys dimidiatus* and *Proechimys iheringi* (Rodentia: Echimyidae). **Zoologischer Anzeiger**, **228**:189-200.
- PESSÔA, L.M. & REIS, S.F., 1994. Systematic implications of craniometric variation in *Proechimys iheringi* Thomas (Rodentia: Echimyidae). **Zoologischer Anzeiger**, **232**:181-200.
- PESSÔA, L.M. & STRAUSS, R.E., 1999. Cranial size and shape variation, pelage and bacular morphology, and subspecific differentiation in spiny rats, *Proechimys albigularis* (Is. Geoffroy, 1838), from northeastern Brazil. **Bonner Zoologische Beiträge**, **48**:231-243.
- PESSÔA, L.M. & STRAUSS, R.E., 2000. Aplicação do método de Wright da análise de fator para caracterizar o dimorfismo sexual em *Coendou nycthemera* Olfers, 1818, (Erethizontidae, Rodentia). In: CONGRESSO BRASILEIRO DE ZOOLOGIA, XXIII, Cuiabá, **Anais**, Universidade Federal do Mato Grosso, Cuiabá, p.643-644
- PROVENSAL, M.C. & POLOP, J., 1993. Growth and determination of age in *Calomys musculinus* (Rodentia, Cricetidae). **Mammalia**, **57**(2):245-254.
- RALLS, K., 1977. Sexual dimorphism in mammals: avian models and unanswered questions. **The American Naturalist**, **111**:917-938.
- REIG, O.A., 1977. A proposed unified nomenclature for the enamelled components of the molar teeth of the Cricetidae (Rodentia). **Journal of Zoology**, London, **181**:227-241.
- ROBERTS, M.; MALINIAK, E. & DEAL, M., 1984. The reproductive biology of the rock cavy, *Kerodon rupestris*, in captivity: a study of reproductive adaptation in a tropic specialist. **Mammalia**, **48**(2):253-266.
- SHINE, R., 1989. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. **Quarterly Review of Biology**, **64**:419-461.
- SCHULTE-HOSTEDDE, A.I.; MILLAR, J.S. & HICKLING, G.J., 2001. Sexual dimorphism in body composition of small mammals. **Canadian Journal of Zoology**, **79**:1016-1020
- SOKAL, R.R. & ROHLF, F.J., 1981. **Biometry**. 2nd. Ed. San Francisco: Freeman. 859p.
- STRANEY, D.O., 1978. Variance partitioning and non-geographic variation. **Journal of Mammalogy**, **59**:1-11.

- STRAUSS, R.E., 1985. Static allometry and variation in body form in the South American catfish genus *Corydoras* (Callichthyidae). **Systematic Zoology**, **34**:381-396.
- STRAUSS, R.E.; ATANASSOV, M.N. & OLIVEIRA, J.A., 2003. Evaluation of the principal-component and the expectation-maximization methods for estimating missing data in morphometric studies. **Journal of Vertebrate Paleontology**, **23**(2):284-296
- THORPE, R., 1983. A review of numerical methods for recognizing and analysing racial differentiation. In: FELSENSTEIN, J. (Ed.) **Numerical Taxonomy**. Berlin: NATO Advanced Study Institute Series G (Ecological Sciences). No.1: Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- VAN GELDER, R.G., 1968. The genus *Conepatus* (Mammalia, Mustelidae): variation within a population. **American Museum Novitates**, **2322**:1-37.
- VOSS, R.S. & ANGERMAN, R., 1997. Revisionary notes on Neotropical porcupines (Rodentia: Erethizontidae). 1. Type Material described by Olfers (1818) and Kuhl (1820) in Berlin Zoological Museum. **American Museum Novitates**, **3214**:44.
- WOODS, C.A., 1993. Suborder Hystricognathi. In: WILSON, D.E. & REEDER, D.M. (Eds.) **Mammal Species of the World**. Washington: Smithsonian Institution Press, p.771-806.
- XIA, X. & MILLAR, J.S., 1987. Morphological variation in the deer mice in relation to sex and habitat. **Canadian Journal of Zoology**, **65**:527-533.